

УДК 576.895.122 : 594(268.45)

MARITREMA MURMANICA SP. N. — НОВАЯ МИКРОФАЛЛИДНАЯ ТРЕМАТОДА С АБЕРРАНТНЫМ ЖИЗНЕННЫМ ЦИКЛОМ

К. В. Галактионов

В литоральном моллюске *Littorina saxatilis* из юго-западной части Баренцева моря обнаружены дочерние спороцисты микрофаллид. В одних особях имелись только эмбрионы церкарий и церкарии, в других — церкарии и развивающиеся метацеркарии, в третьих — церкарии и метацеркарии как инцистированные, так и лишенные цисты, а в четвертых — эмбрионы церкарий, зрелые церкарии, развивающиеся метацеркарии, зрелые инцистированные и неинцистированные метацеркарии. Исследована морфология церкарий и метацеркарий, проведен их дифференциальный диагноз со сходными по строению микрофаллидными личинками, описания которых имеются в литературе. Показано, что обнаруженная форма наиболее близка к виду *Maritrema linguilla*, от которого, однако, отличается рядом морфологических характеристик.

Для эволюции жизненных циклов трематод сем. Microphallidae характерно сокращение путей циркуляции в природе за счет утраты фазы активной церкарии и выпадения второго промежуточного хозяина (Белопольская, 1962; Deblock, 1977; Галактионов, 1986, 1987). Наиболее отчетливо эта тенденция выражена в подсем. Microphallinae, в пределах которого наблюдаются все переходные стадии от инцистирования церкарий с полным набором ценогенетических органов в том же моллюске, где локализуются партениты, до осуществления всего развития личинок гермафродитного поколения в полости тела дочерней спороцисты без образования цист. Описанный процесс сопровождается постепенной редукцией органов, необходимых для свободной жизни церкарии, и более ранней закладкой и дифференциацией репродуктивной системы. У представителей подсем. Maritreminae до настоящего времени было известно только два вида — *Maritrema oocysta* и *M. syntomocyclus*, — церкарии которых инцистируются внутри дочерних спороцист (Lebour, 1907; Deblock, 1975; Deblock, Ку, 1966). Третий вид обнаружен нами при изучении фауны трематод литорального переднежаберного моллюска *Littorina saxatilis* (Olivier, 1792) Баренцева моря и описывается в настоящей статье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Моллюск *L. saxatilis*, зараженный *Maritrema murmanica*, обнаружен летом 1985 г. при выполнении паразитологических вскрытий литторин осушной зоны о. Малый Кий (Варангер-Фьорд, Баренцево море). Морфология церкарий и метацеркарий изучалась *in vivo* на влажных препаратах, а метацеркарий, кроме того, на особях, фиксированных 70-градусным этиловым спиртом и окрашенных борным кармином. Часть материала была зафиксирована жидкостью Буэна и после соответствующей гистологической обработки использована для приготовления серийных срезов (5 мкм). Окраску последних проводили азокармином по Гейденгайну, паральдегид-тионином (Paget, 1959), альтиановым синим (Mowry,

1956) и бромфеноловым синим, сулемовым методом (Пирс, 1962). На гистологических препаратах изучались особенности окрашивания секрета желез проникновения церкарий и выяснялись детали строения половой системы метацеркарий на основе проекционной реконструкции по сериям срезов. Измерение церкарий осуществлялось на материале, анестезированном нагреванием в капле воды, а метацеркарий (как не инцистированных, так и извлеченных из оболочек цисты) — на тотальных препаратах, окрашенных борным кармином.¹ Для большинства показателей рассчитывали среднюю арифметическую и ее ошибку ($P \pm m_p$). В тексте при обозначении размеров через знак умножения первой всегда указывается длина, а второй — ширина.²

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дочерняя спороциста (рис. 1, а). Личинки гермафродитного поколения *M. turmanica* развиваются в мешковидных дочерних спороцистах, локализующихся в печени и половой железе моллюска. Размеры партенит сильно варьируют (250—510×200—380). В единственном экземпляре *L. saxatilis*, где было обнаружено заражение *M. turmanica*, зарегистрированы спороцисты с различным содержанием. В одних особях имелись только эмбрионы церкарий и церкарии, в других — церкарии и развивающиеся метацеркарии, в третьих — церкарии и метацеркарии, среди которых были как инцистированные, так и неинцистированные формы. И наконец, встречались партениты,

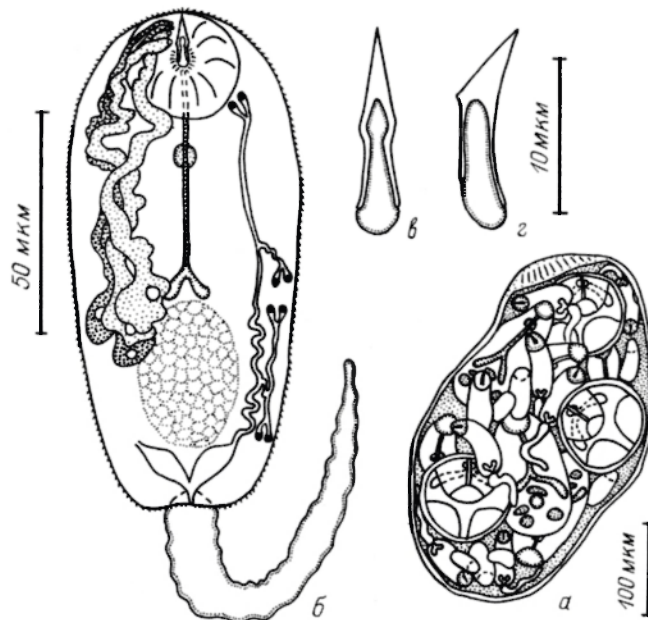


Рис. 1. *Maritrema turmanica*.

а — дочерняя спороциста с эмбрионами церкарий, зрелыми церкариями, развивающимися метацеркариями, зрелыми инцистированными и неинцистированными метацеркариями; б — церкария; в — стилет церкарии, вид спереди; г — стилет церкарии, вид сбоку.

¹ Приношу самую искреннюю благодарность профессору М. М. Белопольской за консультации при видовой диагностике обнаруженных трематод. Гистологическая обработка материала выполнена при помощи доцента кафедры зоологии беспозвоночных ЛГУ Е. Г. Краснодембского, которому я также признателен.

² Все размеры даны в микрометрах.

в которых одновременно находились эмбрионы церкарий, зрелые церкарии, развивающиеся метацеркарии, зрелые инцистированные и неинцистированные метацеркарии.

Ц е р к а р и я (рис. 1, б). Заражение *L. saxatilis* видом *M. murmanica* было выявлено только на вскрытии. Поэтому осталось невыясненным, могут ли церкарии этой формы самостоятельно покидать моллюска и внедряться в организм второго промежуточного хозяина, либо они способны превращаться в метацеркарий лишь внутри дочерних спороцист. При перенесении вполне сформированных церкарий из спороцист в морскую воду они активно плавали и характер их движений несколько не отличался от присущего свободноподвижным личинкам микрофаллид с треххозяиным жизненным циклом.

Длина тела церкарии 112 ± 2.8 , $100-125$, ширина 47 ± 1.6 , $37-52$. Хвост (длина 87 ± 2.3 , $75-100$) примерно в 1.3 раза короче тела. Шипики (по-видимому, языковидные выросты тегумента — см. Benjamine, James, 1987) мелкие, обнаруживаются по всему телу личинки. Ротовая присоска (диаметр 27 ± 0.8 , $22-30$) снабжена копьевидным стилетом (длина $13-15$, ширина у основания $2-3$), несколько изогнутым в дорсовентральной плоскости (рис. 1, в, г). Вершина стилета образует заостренный наконечник, рукоятка постепенно расширяется к заднему закругленному концу. Светопреломляющий наружный чехол полностью формирует острие стилета, а затем толщина его уменьшается к заднему краю, где он оканчивается косым срезом.

Органы пищеварительной системы очень узкие, просветы в них не наблюдаются. В передней кишке различаются префаринкс, глотка и пищевод. С последним связаны две короткие ветви кишечника.

Железы проникновения представлены 4 парами железистых клеток с небольшими светлыми (при рассмотрении *in vivo*) ядрами. Тела клеток располагаются на границе задней трети тела личинки по бокам от зачатков брюшной присоски и половой системы. Протоки двух передних пар желез толстые. Они образуют характерный изгиб, не доходя до ротовой присоски, и открываются у ее переднего края в районе вершины стилета. Протоки, идущие от двух задних пар желез, довольно тонкие и почти на всем протяжении, кроме дистальной части, маскируются протоками передних пар желез. Открываются они впереди наружных пор передних пар желез проникновения по обе стороны от острия стилета. При изучении живого материала секрет желез проникновения передних пар выглядит мелкозернистым, а задних — крупнозернистым. На гистологических препаратах он в первом случае красится в фиолетовый цвет азокармином, специфически реагирует с бромфеноловым синим и не дает реакции с паральдегид-тионином и альциановым синим, во втором случае азокармин дает малиновое окрашивание, реакция с бромфеноловым синим отсутствует, но наблюдается специфическое окрашивание паральдегид-тионином и альциановым синим.

Экскреторная формула $2[(2+2) + (2+2)] = 16$. Между мочевым пузырем и ветвями кишечника обнаруживается плотное скопление мелких клеток со спермальными ядрами, представляющее собой зачатки брюшной присоски и половой системы.

М е т а ц е р к а р и я (рис. 2). Зрелые метацеркарии внутри дочерних спороцист заключены в округлые цисты ($210-300 \times 210-260$) либо неинцистированы. В расправленном состоянии тело личинки имеет языковидную форму (рис. 2, а), его длина 472 ± 15.5 , $415-570$, ширина 167 ± 9.1 , $114-208$. Шипы тегумента выражены от переднего края ротовой присоски до уровня семенников. Ротовая присоска (диаметр 47 ± 1.8 , $41-56$) меньше брюшной (диаметр 54 ± 1.2 , $48-59$). Их диаметры соотносятся соответственно $1 : 1.1-1 : 1.3$. Префаринкс развит, его длина (37 ± 4.8 , $19-56$) примерно в 3 раза меньше длины пищевода (119 ± 8.8 , $85-170$). Глотка небольшая, овальная ($24 \pm 1.7 \times 19 \pm 0.85$, $19-37 \times 15-26$). Задний конец пищевода раздвоен и от него берут начало ветви кишеч-

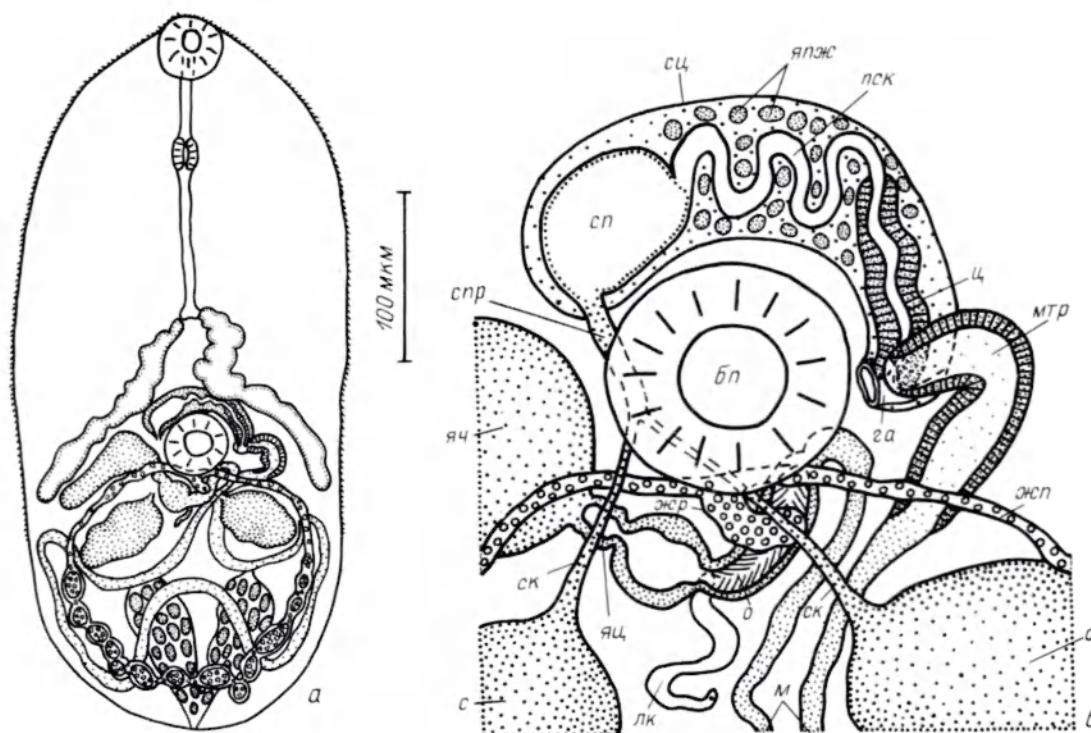


Рис. 2. Метациркария *Maritrema murmanica*.

а — общая схема строения; б — схема строения половой системы. бл — брюшная присоска; га — генитальный атриум; жп — желточный проток; жр — желточный резервуар; лк — лауреров канал; м — матка; мтр — метратерм; о — оотип; пск — простатическая часть семяизвергательного канала; с — семенник; ск — семявыносящие канальцы; сп — семенной пузырек; спр — семяпровод; сц — сумка цирруса; ц — циррус; япж — ядра простатических железистых клеток; яц — яйцевод; яч — яичник.

ника (длина 151 ± 5.9 , 125—175), оканчивающиеся примерно на уровне заднего края брюшной присоски. Экскреторная формула $2[(2+2) + (2+2)] = 16$. Мочевой пузырь сильно увеличен. На вентральной и дорсальной сторонах локомоторного отдела тела открываются многочисленные одноклеточные железы.

Половая система полностью сформирована. Семенники равны по величине, имеют неправильно-овальную форму ($60 + 2.0 \times 39 + 3.5$, 52—74 \times 19—48) и расположены под острым углом к оси тела. Отходящие от семенников семявыносящие канальцы позади и справа от брюшной присоски сливаются в семяпровод, открывающийся в семенной пузырек (рис. 2, б). Последний, вместе с семяизвергательным каналом и впадающими в его простатическую часть одноклеточными простатическими железами, заключен в тонкостенную сумку цирруса ($82 \pm 4.2 \times 27 + 0.7$, 65—100 \times 25—33), которая спереди огибает брюшную присоску. Семявыносящий канал пронизывает циррус, который может быть частично повернут в половой атриум.

Яичник ($65 + 2.7 \times 27 + 1.5$, 56—78 \times 19—30) примерно равен по размеру семенникам. Он имеет близкую к треугольной форму и лежит справа от брюшной присоски, не выходя за уровень ее переднего края. Яйцевод очень короткий, перед впадением в оотип он образует расширение с толстыми мускулистыми стенками (ovijector) (рис. 2, б). Оотип ресничный, от его проксимального конца берет начало лауреров канал. Дистальный отдел принимает в себя протоки немногочисленных у метациркарии желез Мелиса, общий желточный проток переходит в матку. Последняя сначала идет вперед, затем у заднего края брюш-

ной присоски резко поворачивает назад и образует в теле личинки две характерные петли. Проксимальный отдел матки расширен, мускулистый метратерм ($54 \pm 1.8 \times 12 \pm 0.6$, $42-60 \times 10-15$) впадает в половой атриум вентрально. Желточные фолликулы в виде кольца опоясывают генитальный отдел тела.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ

Строение половой системы метацеркарий исследованного нами вида микрофаллид говорит об его принадлежности к роду *Maritrema*. Среди представителей этого рода известны два вида — *M. oocysta* и *M. syntomocyclus*, — инцистированные церкарии и развитие метацеркарий которых протекает в том же моллюске, где развиваются дочерние спороцисты (Lebour, 1907; Deblock, 1975; Deblock, Ку, 1966). Однако личинки перечисленных видов отличаются от описанных в настоящей статье по целому комплексу признаков, в том числе и видом первого промежуточного хозяина (моллюски рода *Hydrobia*).

Как уже отмечалось выше, для изученных нами паразитов не исключена возможность осуществления жизненного цикла с участием трех хозяев: часть церкарий выходит во внешнюю среду и проникает во второго промежуточного хозяина (какие-нибудь литоральные ракообразные). Поэтому мы сочли необходимым провести дифференциальный диагноз и с личинками видов *Maritrema*, имеющих треххозяинный жизненный цикл, и с некоторыми близкородственными церкариями, систематическое положение которых на сегодняшний день не установлено.

В моллюсках рода *Littorina* на Баренцевом и Белом морях до настоящего времени была обнаружена только одна микрофаллидная церкария, но она принадлежит виду из рода *Microphallus* (Подлипаев, 1979). Среди церкарий, описанных Джеймсом (James, 1969) из моллюсков *L. saxatilis* побережий Британии, Венесии, Испании, Норвегии и Канады, с личинками *M. murmanica* сходна *Cercaria Littorina saxatilis* III. Ее отличает форма стилета, который более плавно изгибается в дорсовентральной плоскости и несет на заднем конце отчетливо выраженную бульбу. Кроме того, в выделительной системе *C. L. saxatilis* III насчитывается только 4 пары цирротитов.

По ключу для определения марит видов *Maritrema*, приведенному в сводке Деблока (Deblock, 1971), к изученной нами форме наиболее близки *M. gratiosum* Nicoll, 1907 (s y n. *M. arenaria* Hadley et Castle, 1940) и *M. linguilla* Jaegerskioeld, 1909. Оба вида зарегистрированы в районе Баренцева моря: мариты в водоплавающих птицах (Белопольская, 1952a), метацеркарии *M. gratiosum* в усоногих ракообразных *Semibalanus balanoides* (Белопольская, 1953; Успенская, 1963), а *M. linguilla* — в амфиподах *Amphithoe rubricata* (Успенская, 1963). Первый промежуточный хозяин *M. gratiosum* не обнаружен, но высказывается предположение, что им могут быть моллюски *L. saxatilis* и *Nucella lapillus*, обитающие в тех же биотопах, что и баянусы (Irwin, Irwin, 1980). Метацеркарии *M. gratiosum*, описанные в литературе (Hadley, Castle, 1940; Белопольская, 1953; Успенская, 1963; Цимбалюк и др., 1968; Popiel, 1976), сходны по размерам (в случае описаний Белопольской, 1953 и Успенской, 1963 речь идет о мелких формах) с личинками *M. murmanica*. Их отличает более крупные сумка цирруса и округлый яичник, который в 2—3 раза меньше по размеру семенников.

Церкарии *M. linguilla* (Newell, 1986) по размеру и основным морфологическим признакам практически идентичны исследованным нами личинкам. Однако стилеты, конфигурация которых является важнейшим диагностическим признаком для микрофаллидных церкарий группы Ubiquita (James, 1969), у обеих форм сильно различаются. У стилета *M. linguilla* не выражен «наконечник копь»: его передняя часть постепенно расширяется в направлении от острия, затем, примерно с уровня $1/3$ всей длины, он начинает сужаться к зад-

нему концу. Изгиб стилета в дорсовентральной плоскости отсутствует. Наружный светопреломляющий чехол не образует на заднем конце косого среза, в то же время здесь наблюдается его кольцевое утолщение. Строение и размерные показатели метацеркарий *M. linguilla*, по данным Успенской (1963) и Бенджамина, Джеймса (Benjamin, James, 1987), сходны с приводимыми нами для *M. murmanica*. Однако невысокий уровень морфологических описаний в работах цитируемых авторов затрудняет выполнение подробного дифференциального диагноза. Отметим, что характерная для *M. murmanica* треугольная форма яичника у *M. linguilla* не обнаруживается. Кроме того, судя по рисункам метацеркарий в работах упомянутых выше авторов, ветви кишечника у *M. linguilla* равны по длине пищеводу или даже короче его. Оканчиваются они либо на уровне переднего края брюшной присоски (Успенская, 1963), либо на уровне передней трети тела личинки (Benjamin, James, 1987). Мариты *M. linguilla*, судя по первоописанию Егершельда (Jaegerskioeld, 1909 — цит. по: Белопольская, 1952б), детальному морфологическому исследованию Деблока, Капрона (Deblock, Capron, 1960) и описанию Бенджамина, Джеймса (Benjamin, James, 1987), обнаруживают большое сходство с изученными нами метацеркариями. Однако подробное сравнение до получения марит *M. murmanica* невозможно. Исходя из вышеизложенного фактического материала, следует признать, что *M. linguilla* и *M. murmanica* — два очень близкородственных вида. Однако их объединение невозможно, учитывая различия в строении церкарий и метацеркарий, а также то обстоятельство, что у *M. linguilla* не обнаружено развития метацеркарий внутри дочерних спороцист (Deblock, 1971; Benjamin, James, 1987; Newell, 1986).

Л и т е р а т у р а

- Белопольская М. М. Паразитофауна морских водоплавающих птиц // Уч. зап. ЛГУ. 1952а. Сер. биол. № 141, вып. 28. С. 127—180.
- Белопольская М. М. Трематоды семейства Microphallidae Travassos, 1920 // Трематоды животных и человека. М.: Изд-во АН СССР, 1952б. С. 618—756.
- Белопольская М. М. Balanus balanoides L. как промежуточный хозяин некоторых паразитических червей // ДАН СССР. 1953. Т. 91, № 2. С. 437—440.
- Белопольская М. М. Цикл развития трематод семейства Microphallidae Travassos, 1920 // Вест. ЛГУ. Сер. биол. № 3. 1962. Вып. 1, С. 45—53.
- Белопольская М. М. Семейство Microphallidae Travassos, 1920 // Трематоды животных и человека. М.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 21. С. 259—502.
- Галактионов К. В. Эволюция морфогенеза гермафродитного поколения трематод семейства Microphallidae // Паразиты и болезни водных беспозвоночных. Тез. докл. 4-го Всес. симп. М., 1986. С. 30—31.
- Галактионов К. В. Жизненные циклы трематод литоральных биоценозов // Жизненные циклы паразитов в биоценозах северных морей. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1987. С. 5—28.
- Пирс Э. Гистохимия, теоретическая и прикладная. М.: Мир, 1962. 962 с.
- Подлипаев С. А. Партениты и личинки трематод литоральных моллюсков Восточного Мурмана // Экологическая и экспериментальная паразитология. Вып. 2. Л., 1979. С. 47—101.
- Успенская А. В. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 128 с.
- Цимбалюк А. К., Куликов В. В., Баранова Т. И., Цимбалюк Е. М. Беспозвоночные литорали острова Беринга — промежуточные хозяева гельминтов птиц и млекопитающих // Гельминты животных Тихого океана. М.: Наука, 1968. С. 129—152.
- Benjamin L. R., James B. L. The development of the metacercaria of Maritrema linguilla Jäg., 1908 (Digenea: Microphallidae) in the intermediate host, Ligia oceanica (L.) // Parasitology. 1987. Vol. 94. P. 221—231.
- Deblock S. Contribution à l'étude des Microphallidae Travassos, 1920. XXIV. Tentative de phylogénie et de taxonomie // Bull. Mus. nat. hist. natur. Zool. 1971, N 7. P. 353—468.
- Deblock S. Contribution à l'étude des Microphallidae Travassos, 1920 (Trematoda). XXXI. De la condensation des cycles évolutif chez les Microphallidés, à propos de Maritrema oocysta (Lebour, 1907) // Ann. Parasit. Hum. Comp. 1975. Vol. 50. P. 579—589.
- Deblock S. De l'abregement du cycle évolutif chez les trematodes digenes Microphallides // Sobrieti de Excerpta Parasitologica en Memoria del Doctor Eduardo Caballero // Inst. Biol. Pub. 1977. Vol. 4. P. 151—160.

- Deblock S., Capron A. Contribution à l'étude des Microphallidae Travassos, 1920 (Trematoda). IV. Le genre *Maritrema*: Description complémentaire de *M. humile* Nicoll, 1907, de *M. linguilla* et de *M. subdolum* Jaegerskiöld, 1909 // Ann. Parasit. Hum. Comp. 1960. T. 35, N 1—2, P. 23—44.
- Deblock S., Ky T. V. Contribution à l'étude des Microphallidae Travassos, 1920 (Trematoda) des côtes de France. XIII. Description de deux espèces nouvelles à cycle évolutif abrégé originaires de Corse // Ann. Parasit. Hum. Comp. 1966. T. 41, N 4. P. 313—335.
- Hadley C. E., Castle R. M. Description of a new species of *Maritrema* Nicoll, 1907, *Maritrema arenaria*, with studies of the life history // Biol. Bull. 1940. Vol. 78. P. 338—348.
- Irwin S. W. B., Irwin B. C. The distribution of metacercariae of *Maritrema arenaria* (Digenea, Microphallidae) in the barnacle *Balanus balanoides* at three sites on the east coast of Northern Ireland // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1980. Vol. 60, N 4. P. 959—962.
- James B. L. The Digenea of the intertidal Prosobranch, *Littorina saxatilis* (Olivier) // Zeitschr. Zool., Systematik und Evolutionsforschung. 1969. Bd 7, N 4. S. 273—316.
- Lebour M. Larval trematodes of the Northumberland coast // Trans. Nat. Hist. Soc. Northumberland. N. S. 1907. Vol. 1. P. 437—454.
- Mowry R. N. Alcian blue techniques for the histochemical study of acidic carbohydrate // J. Histochem. Cytochem. 1956. Vol. 4. P. 407—408.
- Newell C. R. The marine fauna and flora of the Isles of Scilly: some marine digeneans from invertebrate hosts // J. Natur. Hist. 1986. Vol. 20. P. 71—77.
- Paget J. E. Aldehyde-thionin: a stain having similar properties to aldehyde-fuchsin // Stain. Techn. 1959. Vol. 34, N 4. P. 223—226.
- Popiel I. A description of the metacercaria of *Maritrema arenaria* Hadley et Castle 1940 (Digenea: Microphallidae) from *Balanus balanoides* (L.) in Britain // Cah. Biol. Mar. 1976. T. 17, Cah. 4. P. 411—412.

Мурманский морской
биологический институт КНЦ АН СССР,
Дальние Зеленцы

Поступила 24.03.1988

MARITREMA MURMANICA SP. N., A NEW MICROPHALLID TREMATODE WITH ABERRANT LIFE CYCLE

K. V. Galaktionov

S U M M A R Y

The infection of the littoral mollusc *Littorina saxatilis* from the south-western part of the Barents Sea with daughter sporocysts of microphallides with strongly varying contents was recorded. Some individuals contained cercariae embryos and cercariae only, others contained cercariae and developing metacercariae, or cercariae and metacercariae both encysted and unencysted, or cercariae embryos, mature cercariae, developing metacercariae, mature encysted and unencysted metacercariae. The morphology of cercariae and metacercariae was investigated, their differential diagnosis with similar microphallid larvae, whose descriptions are available in literature, was conducted. The discovered form is most similar to the species *Maritrema linguilla*, from which it differs by a number of morphobiological features.
